Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXI, n° 39
Bruxelles, août 1955.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXI, nr 39
Brussel, Augustus 1955.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE, SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGÉNIQUE DES ÉPHÉMÉROPTÈRES JURASSIQUES D'EUROPE CENTRALE.

I. — *Mesephemeridæ*,

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

(Avec 1 planche hors texte.)

Depuis la volumineuse monographie consacrée par A. HANDLIRSCH (1906-1908) aux Insectes fossiles, et exception faite des quelques pages plus récentes de F. M. CARPENTER (1932), personne ne semble avoir eu l'occasion d'étudier du matériel d'Éphémères jurassiques des calcaires lithographiques de la Bavière.

Divers auteurs cependant ne se sont pas privés de discuter la position systématique et la signification phylogénique de ces insectes à peine déchiffrés. R. J. TILLYARD (1932) considérait les *Mesephemeridæ* et les *Pædephemeridæ* comme des formes de transition entre les Permoplectoptères permiens et les Euplectoptères cénozoïques. C'était déjà l'avis de A. LAMEERE (1917) qui, plus tard (1934), proposait de placer ces deux familles dans une coupe systématique spéciale : les Mésoplectoptères. Cependant, R. JEANNEL (1949), puis D. LAURENTIAUX (1953) ont, après A. V. MARTINOV (1938), rejeté complètement cette façon de voir. Pour eux, les Permoplectoptères représentent

un phylum latéral, disparu sans descendants à la fin du Permien. Les Euplectoptères, dont les types actuels ne remonteraient pas au delà de l'Oligocène, auraient eu pour premiers représentants les prétendus « Mésoplectoptères ».

A la lumière d'observations personnelles déjà signalées (1955), portant sur les collections d'Éphémères fossiles du Musée Teyler (Haarlem), je suis aujourd'hui à même d'envisager la revision de ces divers points de vue. Réservant pour une autre occasion l'étude des *Pædephemeridæ*, je traiterai ici des *Mesephemeridæ* (1).

MORPHOLOGIE DES *Mesephemeridæ*.

Classiquement, on admet que les *Mesephemera* HANDLIRSCH, seuls représentants connus des *Mesephemeridæ*, présentaient des ailes métathoraciques presque aussi grandes que les mésothoraciques, et dont la nervation reste à éclaircir. Les trois paires de pattes étaient courtes. L'abdomen, allongé et connu seulement dans sa forme générale, portait deux longs cerques et sans doute pas de paracerque.

L'étude — tant par examen direct à l'aide d'une forte loupe et du binoculaire que par celui d'agrandissements photographiques — du matériel qui m'était confié m'a permis de déchiffrer entièrement la nervation longitudinale — et quelque peu aussi la transversale — de l'aile postérieure, ainsi qu'en partie celle de l'aile antérieure. Quelques détails de la structure du corps ont été également observés. Il est ainsi possible de donner, du genre *Mesephemera*, une description bien plus complète que celle fournie en 1908 par A. HANDLIRSCH.

Tête apparemment orthognathe, arrondie, avec des yeux composés ronds, assez petits. On ne peut rien dire des pièces buccales, probablement atrophiées.

Prothorax court, transverse. Métanotum peu ou pas plus court que le mésonotum. Pattes apparemment longues, surtout II et III.

Abdomen robuste, allongé, à segmentation non observable. Cerques latéraux non entièrement conservés : ils atteignaient au moins la longueur de l'abdomen, mais étaient peut-être quatre fois aussi longs. Paracerque apparemment atrophié.

(1) Je remercie vivement M. le Dr. C. O. VAN REGTEREN ALTENA, Conservateur du Cabinet de Paléontologie et de Minéralogie du Musée Teyler, qui a bien voulu me confier pour étude le matériel jurassique placé sous sa garde.

Genitalia non observés.

Ailes (Fig. 1) presque homonomes, allongées, à bord costal presque droit, apex elliptique, et bord externe régulièrement arrondi et se continuant sans tornus jusqu'à la base. L'aile métathoracique est un rien plus courte que l'antérieure, mais sa superficie est un peu supérieure et son champ anal plus développé.

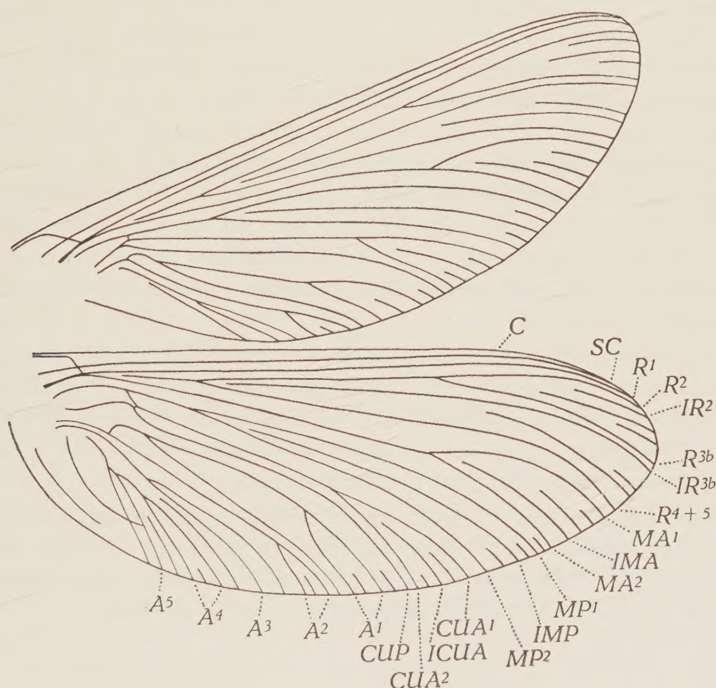


Fig. 1. — *Mesephemera prisca* (GERMAR), ailes droites I et II; reconstitution originale de la forme générale et de la nervation longitudinale principale et secondaire, × 3,3 env.

Nervation de l'aile postérieure. — C, SC, R^1 et R^2 subparallèles, atteignant l'apex. R^s issu indépendamment non loin de la base et bifurquant deux fois, pour former successivement R^{4+5} et R^3, qui naissent respectivement au premier et au deuxième tiers de la longueur de l'aile. Toutes les radiales et leurs intercalaires présentes. MA issue de la base et présentant l'anastomose classique à R; bifurcation aux deux-tiers de la

longueur de l'aile, avec longue IMA indépendante. Dans les champs radial et médian antérieur, les nervures longitudinales présentent une gémination de type palingénidien. En outre, entre IR^{3b} et R^{4+5}, une paire de marginales également géminées. MP issue de la base de l'aile, bifurquant un peu au delà du premier quart; une IMP longue, indépendante, non géminée. CUA presque rectiligne, présentant à sa base la jonction en Y à MP et CUP classique chez les Permoplectoptères; une bifurcation à mi-longueur de l'aile, avec une ICUA. CUP simple, largement mais nettement sinueuse. A^1 fortement coudée à sa base et bifide à son apex; une IA^1 presque rectiligne. A^2 issue de la base de A^1, rectiligne, fourchue à l'apex; suivie d'une IA^2 simple, issue de A^3. Celle-ci onduleuse et simple, suivie d'une IA^3. A^4 rappelant A^1 par son tracé, suivie de IA^4, et donnant naissance à A^5 simple. Au bord externe, entre les branches des nervures longitudinales de MA^2 à A^5, de courtes marginales. Nervulation transverse très incomplètement observée, mais paraissant toutefois comparable, comme densité, à celle des *Protereismatidæ*.

Nervation de l'aile antérieure. — Incomplètement connue. Ce qui a pu être déchiffré semble indiquer qu'elle est semblable à celle de l'aile métathoracique. La nervation anale cependant doit être moins développée, comme le laisse supposer la réduction de superficie du champ correspondant.

Aux deux ailes, il existe un « costal brace » dépourvu de branche antérieure, à base presque confondue avec le bord antérieur de l'aile, et à branche postérieure oblique se terminant sur R^1 en deçà de l'anastomose avec la base de MA.

COMPOSANTES DES *Mesephemera*.

Dans l'unique genre *Mesephemera* HANDLIRSCH (1908), six espèces ont été décrites ou transférées d'autres coupes génériques. Ce sont : *M. lithophila* (GERMAR, 1842), *M. palæon* (WEYENBERGH, 1874), *M. prisca* (GERMAR, 1839), *M. procera* (HAGEN, 1862), *M. speciosa* (OPPENHEIM, 1888) et *M. weyenberghi* HANDLIRSCH, 1908.

En 1932, F. M. CARPENTER a proposé de placer en synonymie de *M. procera* les espèces *lithophila*, *speciosa* et *weyenberghi*. Auquel cas, le nom ayant priorité serait en réalité *M. lithophila* (GERMAR).

En fait, les espèces constituant le genre *Mesephemera* sont actuellement si mal connues qu'il est malaisé de déterminer quels sont les noms spécifiques superflus. J'y reviendrai plus loin.

J'ai pu examiner, du Musée Teyler, trois échantillons rapportés antérieurement à des espèces du genre *Mesephemera*. Ce sont :

n° 15319, empreinte positive du type de *M. palæon* WEYENBERGH (*Anomalon palæon* ♂);

n°s 6434/15328, empreinte et contre-empreinte du type de *Mesephemera weyenberghi* HANDLIRSCH (*Anomalon palaeon* ♀ WEYENBERGH);

n° 16166, empreinte positive d'un spécimen déterminé comme *Ephemera procera* par T. C. WINKLER (1896) et par F. MEUNIER (1897).

Le n° 15319 est, à mon avis, indéchiffrable. Il consiste essentiellement en un fragment de thorax pourvu de la base d'une (ou deux ??) paire(s) d'ailes. On y voit des fragments de grosses nervures, inidentifiables. J'estime cet échantillon spécifiquement indéterminable, et ce n'est qu'avec réserve que je le laisse dans le genre *Mesephemera*.

Le n° 6434, et sa contre-empreinte n° 15328, est un peu moins abîmé. Il consiste en un insecte presque complet, vu sous l'angle latéro-dorsal gauche. La partie postérieure de la tête, le thorax et l'abdomen sont entiers, la segmentation abdominale non distincte. La moitié basilaire des ailes gauches et l'entièreté des droites, également préservées, permettent de se faire une idée de la coupe de ces organes. La nervation n'est malheureusement pas suffisamment marquée pour pouvoir être entièrement déchiffrée. Des traces de ce qui pourrait être la base des cerques sont à peine discernables. L'aile postérieure devait avoir environ 3 cm de long, l'antérieure un peu plus. L'intérêt de cet échantillon réside surtout dans la présence, le long du bord droit de l'abdomen, d'une trace qui semble bien être celle d'une patte métathoracique droite. Le fémur aurait une longueur approximative de 6 mm, le tibio-tarse (tibia et tarse devaient être séparés, mais leur commune limite est indiscernable) environ 15 mm. On notera que la longueur de l'aile est supérieure à celle indiquée par A. HANDLIRSCH (1908) pour ce spécimen. *M. weyenberghi* est donc à placer en réalité dans le groupe *lithophila-procera*.

Le n° 16166 est, de loin, le mieux conservé et le plus intéressant (Fig. 1; pl. I, fig. 1). L'insecte, apparemment complet — sauf l'extrémité des pattes et peut-être celle des cerques — est couché sur le flanc droit. C'est lui qui a servi surtout pour la nouvelle diagnose du genre *Mesephemera* donnée ci-dessus. L'aile antérieure mesure environ 26 mm; la postérieure, environ 25 mm. Le corps est long d'environ 36 mm, dont 22 pour l'abdomen; il n'est cependant pas impossible que celui-ci ait été disloqué. Les cerques latéraux sont longs au moins d'autant; toutefois, des traces en relief pouvant être homologuées à des articles isolés se retrouvent jusqu'à près de 8,5 cm de l'extrémité apicale de l'abdomen. Les pattes sont mal conservées. Il semble que la patte I avait une hanche longue de 2 mm environ, un trochanter très court et un fémur d'à peu près 4 mm. On peut seulement dire de la patte II que sa coxa, longue de 2,5 mm environ, était très oblique, couchée vers l'arrière. Quant à la patte III, elle n'est pratiquement pas visible; certains indices laissent toutefois supposer qu'elle était bâtie comme la précédente. Le fossile est trop fruste pour livrer plus de renseignements. La longueur de ses ailes le ferait placer au voisinage de *M. prisca* et *M. speciosa*.

L'examen critique de la figure originale de *Sciara prisca* GERMAR (1839) m'a, par ailleurs, apporté une confirmation à certaines des observations que j'avais pu faire sur la morphologie des *Mesephemera*. On sait en effet que A. HANDLIRSCH (1908) a établi que l'insecte devait être placé dans ce genre. Il admettait que l'aile antérieure, seule connue, a une longueur de 22 mm.

En réalité, il doit s'agir d'un fragment du corps — arrière du mésothorax, métathorax, partie antérieure de l'abdomen — portant une paire d'ailes que leur forme indique être postérieures. Les traces de nervation figurées par GERMAR se superposent à ce que j'ai vu sur les échantillons du Musée Teyler. On y voit entre autres $C + SC + R^1$ (confondus en un seul trait épais), R^2 et R^{3b} et leur tige commune, R^{3a}, MA et ses deux branches, des fragments distaux de ?IMP et CUA-CUA^2(?), et deux nervures courbes que l'on peut apparemment rapporter à A^1 et à A^3. Cette aile est longue de 21-22 mm.

On notera également avec intérêt la paire de longues pattes que GERMAR homologue aux antérieures, mais qui, naissant en arrière de la « tête » (en fait le mésothorax), sont des pattes II

ou III. Cette observation concorde avec celles que j'ai pu moi-même réaliser sur le matériel du Musée hollandais.

Dans l'état actuel de nos connaissances, je crois pouvoir distinguer, dans le genre *Mesephemera*, deux espèces différant par la taille :

1) *M. lithophila* (GERMAR) [= *M. procera* (HAGEN), = *M. weyenberghi* HANDLIRSCH], à aile antérieure longue de 32-35 mm;

2) *M. prisca* (GERMAR) [= *M. palæon* (WEYENBERGH), = *M. speciosa* (OPPENHEIM)], à aile antérieure longue de 20-26 mm.

Je rapporte à la première espèce les n°s 6434/15328 du Musée Teyler; à la seconde, les n°s 16166 et, avec doute, 15319. Cette façon de voir reste cependant sous la dépendance d'une nouvelle étude des types que je n'ai pu examiner.

Ayant ainsi tenté de quelque peu débroussailler la systématique spécifique des *Mesephemera*, je discuterai maintenant le situs taxonomique et la valeur phylogénique de ce genre d'Éphémères.

POSITION SYSTÉMATIQUE
ET SIGNIFICATION PHYLOGÉNIQUE DES *Mesephemeridæ*.

J'ai rappelé plus haut les opinions émises par divers auteurs sur la position systématique des *Mesephemeridæ*. J'ajouterai que l'hypothèse que, faute de données, j'ai récemment (1954) émise à leur sujet doit être abandonnée. Ces insectes sont bien des Éphéméroptères, et même des Plectoptères, comme le prouve l'existence d'une bifurcation de la MA.

On aura d'autre part remarqué que, dans la description des ailes, j'ai fait allusion à plusieurs reprises à leur ressemblance avec celles des Permoplectoptères. C'est en effet dans ce sous-ordre qu'il faut placer les *Mesephemeridæ*, en raison de leur homonomie alaire.

Actuellement, on connaît comme Permoplectoptères des formes nord-américaines et russes, réparties en quatre familles : les *Protereismatidæ* (du Kansas et de la Rusie orientale), les *Misthodotidæ* (Kansas), les *Eudoteridæ* (Kansas), et les *Palingeniopsidæ* (Russie septentrionale). Avant de considérer les *Mesephemeridæ* comme une famille supplémentaire, il s'in-

dique de tenter leur inclusion dans une des quatre coupes familiales déjà reconnues. Effectivement, l'existence chez les *Mesephemeridæ* d'une gémination nervurale de type palingénidien les rapproche des seuls *Palingeniopsidæ;* de plus, une comparaison détaillée montre que les deux familles doivent être confondues en une seule. Pour raison de priorité, le nom *Palingeniopsidæ* (MARTYNOV, 1938) tombera en synonymie de *Mesephemeridæ* (LAMEERE, 1917).

Le genre *Palingeniopsis* MARTYNOV (1932) doit-il lui-même être considéré comme identique au genre *Mesephemera* HANDLIRSCH (1908) ? Il n'est actuellement pas possible de le dire. L'espèce unique *Palingeniopsis præcox* MARTYNOV n'est connue que par une aile isolée (apparemment postérieure). L'identité de nervation ne peut, en cette matière, suffire pour une mise en synonymie. D'autres caractères morphologiques sont indispensables, tels par exemple que les genitalia, les pattes, etc... Par ailleurs, des raisons d'ordre stratigraphique et géographique peuvent peut-être, dans l'état actuel de nos connaissances, justifier le maintien de deux coupes génériques distinctes.

Les *Mesephemeridæ* n'étant décidément pas des Euplectoptères, les diverses opinions émises sur leur signification phylogénique demandent à être revisées.

Pour autant que nous sachions, les premiers *Mesephemeridæ* apparaissent au Permien supérieur (Kazanien) du Nord de la Russie *(Palingeniopsis præcox)*. Ils sont ainsi contemporains des dernières(?) formes appartenant au genre *Protereisma*, dont on a trouvé des restes en Russie orientale (*P. apicale*, *P. uralicum*). Le genre *Protereisma* lui-même est cependant de plus lointaine origine, puisqu'on l'a trouvé dès peu après la fin du Carbonifère en Amérique du Nord (Permien inférieur d'Elmo, Kansas). Là, il était accompagné par deux autres genres, *Misthodotes* SELLARDS et *Eudoter* TILLYARD, dont certaines adaptations nervurales indiquent l'état de spécialisation relativement avancée. Les *Mesephemeridæ* ne peuvent, pour ce motif, tirer leur origine des *Misthodotidæ* ni des *Eudoteridæ*.

Les rapports des *Mesephemeridæ* avec les *Protereismatidæ* sont par contre bien plus étroits. Sans doute, la gémination nervurale des premiers, inexistante chez les seconds, est l'indice d'une évolution plus poussée. Néanmoins, cette spécialisation — dont j'ai montré antérieurement (1954) la facilité de réalisation — a pu s'effectuer à partir de l'aile des *Protereismatidæ*, dont

la nervation ne présente aucun obstacle structurel à pareille modification. Notons que l'allongement marqué des pattes des *Protereismatidæ* paraît se retrouver, au moins en partie, chez les *Mesephemeridæ*. Rien jusqu'ici ne nous interdit donc de chercher l'origine des *Mesephemeridæ* chez un Protéréismatide tel que ceux d'Elmo. Tenant compte de ce que les pattes des Protéréismatides européens ne sont pas connues, deux hypothèses peuvent être avancées. Ou bien les *Protereismatidæ*, ou, pour envisager plus largement le problème, les Permoplectoptères, sont apparus en Amérique à la fin du Carbonifère et s'y sont spécialisés jusqu'à la fin du Permien tout en envoyant en Europe une lignée qui a donné naissance aux formes permiennes russes et jurassiques bavaroises. Ou bien, au contraire, l'origine des Permoplectoptères se place, également à la fin du Carbonifère, en Europe, où le phylum se serait progressivement spécialisé jusqu'au Jurassique. Une branche aurait tôt émigré sur l'Amérique du Nord, où elle se serait différenciée en plusieurs familles. Vu la pauvreté des documents paléontologiques, il n'est pas possible d'être plus précis.

Un autre problème non négligeable est celui du destin post-jurassique des *Mesephemeridæ*. Trois possibilités se présentent a priori : extinction complète au Jurassique ou peu après, maintien sous la forme originale jusqu'à une période géologique plus récente, ou enfin transformation en une forme plus spécialisée. La première hypothèse reprend, en la modifiant un peu, celle de A. V. MARTYNOV (1938) qui « tuait » les Permoplectoptères à la fin du Permien. La seconde en constitue l'antithèse. En fait, on n'a pas encore signalé après le Jurassique d'Éphémères à quatre ailes homonomes, mais la rareté habituelle des documents ne permet pas d'établir un jugement définitif.

Reste la troisième hypothèse. Les *Mesephemeridæ* n'ont-ils pu, éventuellement au prix de certaines modifications morphologiques, survivre à la fin du Secondaire et, peut-être, avoir même des représentants actuels ? C'est ici le moment de rappeler que A. V. MARTYNOV avait déjà (1938) envisagé cette possibilité. Pour la rejeter, il est vrai.

Selon cet auteur, *Palingeniopsis præcox* présente une nervation qui rappelle étroitement celle des actuels *Palingeniidæ*. Cependant, l'indépendance basilaire des nervures longitudinales intercalaires chez la forme permienne représenterait un stade évolutif plus avancé que leur origine à partir d'autres longitu-

dinales chez les Palingéniides d'aujourd'hui. Je ferait remarquer d'abord que ceci n'est valable que si, parmi les Palingéniides, on ne considère que le genre *Palingenia* chez lequel, en effet, certaines intercalaires naissent des nervures principales. Chez les autres *Palingeniidæ*, les intercalaires sont indépendantes, sans que ce soit là nécessairement une preuve de plus grande spécialisation. J'y vois plutôt un corollaire de la raréfaction de la nervulation transverse. Il n'est d'ailleurs pas prouvé non plus que tous les *Mesephemeridæ* possédaient des intercalaires indépendantes. Dans un récent travail (1954), j'ai montré que l'on pouvait concevoir la formation des nervures, ou tout au moins de certaines d'entre elles, comme le développement progressif, vers la base de l'aile, de certaines nervures marginales elles-mêmes dérivées d'une simplification de l'archédictyon primitif. L'argumentation de A. V. MARTYNOV ne me semble donc pas absolument démonstrative, et ne peut s'opposer à l'hypothèse d'une dérivation des *Palingeniidæ* à partir des *Mesephemeridæ*.

Dans l'actuelle série palingénidienne, à côté de formes très spécialisées comme les *Cheirogenesia*, il existe des types encore fort archaïques, tels que les *Palingenia* déjà cités, et plus particulièrement *P. orientalis* CHOPRA. C'est donc cette espèce que je comparerai avec les *Mesephemera* jurassiques.

Chez *P. orientalis*, l'aile antérieure est allongée, avec la marge externe presque régulièrement arrondie : elle est seulement et légèrement anguleuse au niveau de MA^2 et à celui de la première ICUA. Sa nervation est étroitement comparable à celle des *Mesephemera*, sinon que les marginales sont plus longues (caractère bien secondaire), et que CUA et MP^2 présentent la même sinuosité que CUP (seule sinueuse chez *Mesephemera*). Cette modification du tracé de CUA et MP^2 chez la forme actuelle peut être considérée comme l'aboutissement logique d'un processus qui a débuté, chez *Mesephemera*, par l'incurvation double de CUP. Ce n'est en tout cas pas, je pense, une raison suffisante pour nier la possibilité d'une filiation d'un genre à l'autre.

L'aile postérieure de *P. orientalis* est moins de moitié aussi longue que l'antérieure, avec une marge externe régulièrement arrondie se prolongeant dans la marge interne par un angle cubital à peine indiqué. Le raccourcissement de l'aile postérieure est un phénomène qui déborde largement le cadre des formes ici étudiées, puisqu'il a déjà commencé à se manifester chez les *Protephemeroidea Triplosobidæ* du Carbonifère. La nerva-

tion de cette aile, chez *P. orientalis,* a ceci de remarquable que, fort exceptionnellement pour un Euplectoptère récent, elle est restée complète, tant en nervures longitudinales principales qu'accessoires. Sans doute, on admet classiquement que la MA est simple, comme chez tous les *Ephemeroidea.* Cependant, et pour autant que l'on accepte ma façon de concevoir la formation des nervures longitudinales chez les Éphémères, on peut croire que les deux marginales situées en arrière de MA sont des traces de IMA et MA^2.

Rien donc, dans la nervation des ailes de *Palingenia,* ne s'oppose à ce qu'elle dérive directement de celle des *Mesephemera.*

D'autres caractères encore peuvent être invoqués comme des arguments appuyant l'hypothèse d'une filiation *Mesephemeridæ-Palingeniidæ.* On notera par exemple la robustesse de l'abdomen, la grande longueur des cerques, l'avortement du paracerque, et la réduction de taille des pattes déjà ébauchée chez les *Mesephemeridæ* et fort avancée chez les *Palingeniidæ.*

Pour ces motifs, je me crois autorisé à admettre que les *Palingeniidæ* actuels sont des descendants évolués des *Mesephemeridæ.*

Il serait certes intéressant de pouvoir dater l'apparition des premiers Palingénidiens vrais. A ce sujet, on ne peut oublier que le jurassique supérieur et le crétacé inférieur d'Asie ont fourni une forme, *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald, dont l'aile adulte a été en partie décrite, en 1924 et 1927, par T. D. A. Cockerell. Cet auteur, qui avait d'abord placé cette forme parmi les *Siphlonuridæ,* l'a finalement isolée (1927) dans une famille spéciale des *Ephemeropsidæ.*

En 1954, j'avais cru voir dans cet insecte une forme affine des *Hexagenites* et *Stenodicranum,* Éphémères jurassiques, et des *Pseudoligoneuria* et *Chromarcys,* actuels, caractérisés par le parallélisme des branches de la MA à l'aile antérieure. Cependant, contrairement à ce que je croyais alors, il n'est pas prouvé que cette similitude dans le tracé de MA chez les uns et les autres suffise à établir la communauté d'origine. Il est au moins aussi probable que *Ephemeropsis,* forme de grande taille, doit se placer dans la ligne évolutive des *Palingeniidæ.*

On s'étonnera sans doute de ne pas trouver ici d'argument plus probant à l'appui de cette nouvelle hypothèse. Mais il y a à celà quelque raison. La MP^1 de l'aile I, qui, par sa position vis-à-vis de MA^2, nous apprendrait si la gémination nervuraire chez *Ephemeropsis* est palingénidienne ou oligoneuridienne, n'est

ici pas conservée dans sa moitié distale. Dans le cas particulier du seul adulte connu de *E. trisetalis*, ce critère ne peut donc nous éclairer. Notons cependant que la structure de CUA est plutôt palingénidienne (CUA^1 incurvée, non dans le prolongement de CUA). Elle aussi, l'aile II — si, comme je l'ai supposé (1954) après A. V. MARTYNOV, c'est bien sa ptérothèque qui a été figurée par T. D. A. COCKERELL en 1924 — ne rappelle en rien celle des Oligoneuridiens tels que *Chromarcys* ou *Pseudoligoneuria*. Elle devait plutôt présenter, outre une MA bifide, une gémination nervurale palingénidienne. C'est du moins la conclusion à laquelle on arrive si — rejetant en partie l'homologation de ses nervures telle que je l'ai proposée en 1954 — on suppose avec raison que T. D. A. COCKERELL a vu surtout les nervures convexes. Celles-ci seraient C, R^1, IR^{3b}, MA^1 et MA^2, trois composantes hautes de la MP, dont IMP, et des fragments de CUA^1 et ICUA.

Il n'est donc pas impossible que *Ephemeropsis* représente un type primitif de Palingéniide. La seule différence importante entre la forme jurassico-crétacée et celles qui composent actuellement la famille des *Palingeniidæ* réside dans le tracé particulier de la MA à l'aile antérieure. Mais, outre que la façon assez fruste dont T. D. A. COCKERELL (1927) a figuré cette nervure n'est peut-être pas absolument conforme à la réalité, il n'est également pas exclu que cette particularité nervurale soit en rapport avec un stade déterminé du processus de triangularisation de l'aile I. J'espère revenir sur cette question lors de l'étude des *Pædephemeridæ*.

Enfin, pour tirer le maximum de l'hypothèse d'une descendance actuelle des *Mesephemeridæ*, on peut supposer que ceux-ci ont également donné naissance aux *Behningiidæ*. Sans doute, ces insectes présentent une aile antérieure à CUP rectiligne, de même que la base de CUA (celle de MP manque). Mais je crois pouvoir affirmer que cette modification de tracé est en rapport avec la triangularisation complète de l'aile, avec rétrécissement concommittant du champ cubito-anal. Ce type évolutif est déjà d'ailleurs assez fortement ébauché chez les *Anagenesia*, authentiques *Palingeniidæ*. Chez *Behningia*, la base de CUA^1 s'infléchit brusquement à la naissance de CUA^2, ce qui représente certainement la dernière trace de son incurvation originelle. Les *Behningiidæ* peuvent donc être également issus des *Mesephemeridæ*, et nous revenons ainsi, par une autre voie, à l'hypothèse que j'ai émise en 1952 de l'origine commune des *Palingeniidæ* et *Behningiidæ*.



G. DEMOULIN. — *Mesephemeridæ* d'Europe centrale.

S'il en a bien été ainsi, le phylum *Mesephemeridæ-?Ephemeropsidæ-Palingeniidæ-Behningiidæ,* essentiellement caractérisé par une gémination nervurale de type unique dans l'ensemble des Éphéméroptères, mais que l'on trouve déjà chez plusieurs Paléodictyoptères du Carbonifère, aura duré depuis le Permien jusqu'à nos jours. Durant cet énorme laps de temps, il n'aura guère manifesté, comme caractères évolutifs, que l'atrophie progressive des pattes, que l'on retrouve chez bien d'autres Éphémères, et la réduction de superficie de l'aile postérieure par rapport à l'antérieure, qui a affecté avec des fortunes diverses l'entièreté du super-ordre des Éphéméroptères.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

CARPENTER, F. M., 1932, *Jurassic Insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoölogy.* (Ann. Carnegie Mus., XXI, p. 97.)

— , 1933, *The lower permian Insects of Kansas. VI. Delopteridæ, Protelytroptera, Plectoptera and a new Collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera.* (Proc. Amer. Acad. Arts & Sci., LXVIII, p. 411.)

COCKERELL, T. D. A., 1924, *Fossils in the Ondai Sair Formation, Mongolia.* (Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., LI, p. 129.)

— , 1927, *New light on the giant fossil May-flies of Mongolia.* (Amer. Mus. Novit., 244, p. 1.)

DEMOULIN, G., 1952, *Les Behningia Lestage, 1929, et leur position dans la classification des Éphémères.* (Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg., XXVIII, 21.)

— , 1954, *Essai sur quelques Éphéméroptères fossiles adultes.* (Vol. jubil. V. Van Straelen, p. 549.)

— , 1955, *Recherches sur les Éphémères du Jurassique bavarois.* (Bull. Ann. Soc. roy. Ent. Belg., XCI, p. 33.)

GERMAR, 1839, *Die versteinerte Insecten Solenhofens.* (Verhandl. Kaiserl. Leop.-Carol. Akad. Naturforsch., XIX, p. 187.)

HANDLIRSCH, A., 1906-1908, *Die fossile Insekten, und die Phylogenie der rezenten Formen.* (Leipzig.)

JEANNEL, R., 1949, *Les Insectes. Classification et Phylogénie. Les Insectes fossiles. Évolution et Géonémie.* (in GRASSÉ P. P., Traité de Zoologie, IX, Paris.)

LAMEERE, A., 1917, *Étude sur l'évolution des Éphémères.* (Bull. Soc. Zool. France, XLII, p. 41.)

— , 1934, *Éphéméroptères.* (Précis de Zoologie, IV, p. 177.)

LAURENTIAUX, D., 1953, *Classe des Insectes.* (in PIVETEAU, J., Traité de Paléontologie, Paris, III, p. 397.)

MARTYNOV, A. V., 1932, *New Permiam Palæoptera with the discussion of some problems of their evolution.* (Trav. Inst. paléo-zool. Acad. Sci. U. R. S. S., I, p. 1.)

— , 1938, *Etudes sur l'Histoire géologique et de Phylogénie des ordres des Insectes (Pterygota). I. Palæoptera et Neoptera-Polyneoptera.* (Trav. Inst. Pal. Acad. Sci. U. R. S. S., VII, 4.)

MEUNIER, F., 1897, *Revue critique de quelques insectes fossiles du Musée Teyler.* (Arch. Mus. Teyler, (2), V, p. 217.)

TILLYARD, R. J., 1932, *Kansas Permian Insects. XV. The Order Plectoptera.* (Amer. Journ. Sci., (5), XXIII, p. 97.)

WINKLER, T. C., 1896, *Catalogue systématique de la Collection paléontologique du Musée Teyler. Vᵉ Supplément.* (Harlem.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

Fig. 1. — *Mesephemera prisca* (GERMAR), spécimen n° 16166 du Musée Teyler (Haarlem). Avant-corps et ailes, en vue latérale gauche. Sur transparent, la forme générale et la nervation longitudinale — telles qu'elles ont pu être déchiffrées — des ailes I et II gauches (vues par la face ventrale). × 4,4 env.

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles